

УДК 574.58

**СОСТАВ АМИНОКИСЛОТ ЗЕЛЕННЫХ И ДИАТОМОВЫХ  
МИКРОВОДОРОСЛЕЙ, ЦИАНОБАКТЕРИЙ И ЗООПЛАНКТОНА (ОБЗОР)**

А.А. Колмакова<sup>1</sup>, В.И. Колмаков<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Институт биофизики СО РАН  
660036 Красноярск, Академгородок 50/50*

E-mail: angelika\_@inbox.ru

<sup>2</sup>*Сибирский федеральный университет  
660041 Красноярск, пр. Свободный, 79*

E-mail: vkolmakov@sfu-kras.ru

Проведен анализ зарубежной и отечественной литературы, посвященной изучению состава аминокислот водных организмов, представляющих основные группы продуцентов (зеленые и диатомовые микроводоросли, цианобактерии) и первичных консументов (зоопланктон). На основе литературных данных представлены расчеты процентного состава заменимых и незаменимых аминокислот микроводорослей, цианобактерий, зоопланктона и определены их различия. Сделан вывод о неоднородности процентного состава аминокислот основных групп планктона. Обсуждена роль аминокислот как лимитирующего фактора развития растительного зоопланктона. Показаны перспективы и необходимость дальнейшего изучения состава аминокислот для разработки полной теории функционирования водных экосистем.

*Ключевые слова:* аминокислоты, микроводоросли, цианобактерии, зоопланктон, водные экосистемы.

## ВВЕДЕНИЕ

Как известно, биологическая роль аминокислот (АК) в водном организме значительна и многообразна [48, 66]. АК – это своеобразные “интеграторы” основных метаболических процессов, занимающие центральное место в азотистом обмене, синтезе белков, нуклеиновых кислот, ферментов, гормонов и других биологически активных веществ, а также важнейший источник энергии для внутренних химических реакций. При этом длительное время считалось, что избыток АК распадается с выделением необходимой для жизнедеятельности энергии, а основная часть АК используются для синтеза и ресинтеза биологически важных веществ и белков. Современные представления о функциональной роли АК основаны на том, что отдельные аминокислоты играют роль самостоятельных регуляторов жизненно важных процессов, например, осмотического равновесия, репродукции, антиоксидантной активности и др. Очевидно, что человеку, как терминальному консументу продукции водных экосистем, важно знать состав АК основных гидробионтов, жизнедеятельность которых определяет функционирование целого водоема [3].

Пионерские исследования АК планктона, как важнейшей биохимической составляющей, были выполнены классиками мировой гидробиологии и основателями знаменитой Висконсинской школы лимнологов Бёрджем и Джудэем [13]. Следует отметить, что в то время методы изучения АК с использованием цветных реакций были весьма трудоемкими и не обеспечивали необходимую точность измерений. В сороковых годах прошлого века для определения состава АК стали использовать метод бумажной хроматографии, разработанный Консдэном, Гордоном и Мартином [17]. Применение данного метода не только повысило достоверность результатов, но и позволило анализировать новые аминокислоты, которые не могли быть определены ранее. На тот период приходится большое количество публикаций, посвященных определению состава АК пресноводных микроводорослей [65, 25], в том числе, в таких высокорейтинговых журналах, как Nature [24].

Дальнейший прогресс в исследованиях АК произошел с развитием и внедрением в практику метода ионообменной хроматографии, и, особенно, после создания автоматического анализатора [60], когда заметно возросла оперативность и чувствительность определения АК. Процесс совершенствования методик определения АК продолжается до сих пор [57].

Традиционно, большая часть публикаций по изучению АК, приходится на виды гидробионтов, представляющие коммерческий интерес в пищевой, сельскохозяйственной и медицинской области [32, 50, 9]. Наряду с этим, в последние годы приобретают актуальность сравнительные исследования состава АК на различных трофических уровнях [46], что связано с изменениями как в представлениях о функциональной роли АК, так и во взглядах на трофометаболические взаимодействия продуцентов и консументов в целом [23]. Так было показано, во-первых, что АК могут выступать как лимитирующий фактор для развития первичных консументов [10]. Во-вторых, состав АК в пище оказывает влияние на размножение беспозвоночных животных [30, 37]. В-третьих, некоторые аминокислоты (например, аргинин и гистидин) вовлечены в запуск механизма перехода между типами размножения у дафний [45].

Задача настоящей работы – систематизировать данные о составе аминокислот основных продуцентов водных экосистем (микроводоросли и цианобактерии) и первичных консументов (зоопланктон), а также обсудить возможную роль АК как потенциального лимитирующего фактора для развития растительного зоопланктона. Постановка данной задачи определяется тем, что знания о составе АК живых организмов, а также роли АК в пищевых взаимодействиях продуцентов и первичных консументов, необходимы для понимания закономерностей образования и направления потоков органического вещества в водоемах. Это связано с тем, что АК являются не только строительными блоками белков, но и служат в качестве предшественников биосинтеза некоторых важных органических веществ.

## ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ АМИНОКИСЛОТАХ ГИДРОБИОНТОВ

В клетках водных организмов аминокислоты могут находиться как в “свободном”, так и в “связанном” (входят в состав белка) виде. Хотя суммарное содержание свободных АК составляет, как правило, менее 10% от суммарного содержания внутриклеточных АК, они могут выполнять функции в водном организме, которые отличаются от функций связанных АК [33]. В настоящей работе обсуждаются результаты исследований как общего содержания аминокислот в гидробионтах, т.е. связанных и свободных АК, так и отдельно свободных аминокислот. Как правило, авторы ограничиваются определением только 17 АК, выполняющих основную роль в синтезе белков, а при изучении состава свободных АК обычно определяют 18 (дополнительно глутамин (Глн)). Аминокислоты, являющиеся промежуточными метаболитами в клетке (орнитин, таурин,  $\gamma$ -аминомасляная кислота и др.) и часто определяемые в составе растворенного органического вещества [4], в исследованиях с гидробионтами, как правило, не рассматриваются.

В зависимости от функции АК в белковом обмене, их принято делить на две категории: заменимые (*аргинин (Арг)*, аспарагиновая кислота (Асп), серин (Сер), глутаминовая кислота (Глу), пролин (Про), глицин (Гли), аланин (Ала), цистеин (Цис), тирозин (Тир)) и незаменимые (валин (Вал), изолейцин (Иле), лейцин (Лей), фенилаланин (Фен), лизин (Лиз), метионин (Мет), треонин (Тре), гистидин (Гис)). Незаменимыми считаются те АК, которые не синтезируются животным организмом и должны поставляться в готовом виде с пищей. Исключение из пищевого рациона хотя бы одной из таких АК, при сохранении содержания остальных, влечет за собой задержку роста и снижение массы тела растущего животного организма. Заменимые АК синтезируются животными организмами и выполняют разнообразные функции, поэтому их роль не менее важна, чем незаменимых. В последнее десятилетие стали выделять условно незаменимые АК [48]. К ним часто относят аргинин, глицин, тирозин, пролин и глутаминовую кислоту, то есть те *заменимые* АК, которые

105 синтезируются водными животными, однако скорость их утилизации выше скорости  
106 внутреннего синтеза. Восполнение условно незаменимых АК также происходит за счет пищи.  
107 Незаменимость АК устанавливается с учетом всех биохимических особенностей белкового  
108 обмена данного вида гидробионта, его возраста и репродуктивного состояния.

109 Для сравнения аминокислотных профилей организмов разных трофических уровней и  
110 видов используется понятие “процентный состав”, где содержание каждой аминокислоты  
111 приводится в процентах от суммарного содержания аминокислот. Содержание АК в  
112 гидробионтах описано в литературе несколькими способами. Преобладающими способами  
113 выражения содержания отдельной АК являются: 1) процент от суммы аминокислот; 2)  
114 процент от сухого веса; 3) процент от общего углерода; 4) процент от общего азота. Очевидно,  
115 что ни одно выражение не является универсальным и выбирается автором в зависимости от  
116 цели исследования. Однако это многообразие способов выражения содержания АК  
117 существенно затрудняет их сравнение. К тому же не всегда в литературе приводится  
118 достаточно данных для взаимной конвертации значений (влажность, содержание азота,  
119 углерода). Поэтому для сравнения состава АК были отобраны данные только из тех  
120 публикаций, в которых была возможность пересчета в процент от суммы АК.

121

## 122 АМИНОКИСЛОТЫ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ И ЦИАНОБАКТЕРИЙ

123 Состав и содержание АК фитопланктона и перифитона в основном определяется  
124 цианобактериями, зелеными и диатомовыми микроводорослями. При этом традиционно  
125 принято рассматривать состав АК (заменимых и незаменимых) микроводорослей и  
126 цианобактерий как однообразный и неизменный, особенно по сравнению с другими  
127 биохимическими компонентами, такими как, биогенные элементы (С, N, Р), стерины и  
128 незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты семейства  $\omega 3$  [7, 34, 40]. Однако  
129 планомерных экспериментальных и теоретических работ по сравнительному изучению состава

130 АК микроводорослей и цианобактерий в литературе мало, а гипотеза об однообразии состава  
131 АК требует дополнительной проверки.

132 Сводные данные по процентному составу незаменимых и заменимых АК  
133 цианобактерий, зеленых и диатомовых микроводорослей представлены в таблицах 1 и 2. *Из*  
134 *них следует, что нет различий в суммарном содержании ( $M \pm m$ ) незаменимых АК у*  
135 *микроводорослей и цианобактерий: Chlorophyta -  $38.5 \pm 1.47\%$ , Bacillariophyta -*  
136  *$39.2 \pm 1.22\%$ , Cyanobacteria -  $38.5 \pm 1.16\%$ .* Более того, в доступной нам литературе все  
137 результаты экспериментальных определений суммарного содержания незаменимых АК  
138 лабораторных культур или природных популяций микроводорослей и цианобактерий  
139 укладывались в промежуток от 35% до 45%. Т.е. суммарный состав незаменимых АК обладает  
140 стабильностью.

141 Общим для профиля незаменимых АК микроводорослей и цианобактерий является  
142 высокое содержание лейцина, а также низкое содержание метионина и гистидина (табл.1).

143 Достоверных различий в составе незаменимых АК зеленых и диатомовых  
144 микроводорослей не обнаружено.

145 У цианобактерий, по сравнению с зелеными и диатомовыми микроводорослями,  
146 обнаружено более низкое содержание лизина ( $p < 0.05$ ). Лизин – важнейший субстрат для  
147 синтеза карнитина, который обеспечивает транспорт длинноцепочечных жирных кислот  
148 внутрь митохондрий, а также снижает воздействие токсичности, например, аммония и  
149 ксенобиотиков. Нельзя исключать, что одной из причин слабого развития зоопланктона в  
150 периоды “цветения” воды является недостаток содержания лизина в “цианобактериальной”  
151 пище. Тем более, что доминирование цианобактерий в отдельном водоеме может  
152 продолжаться более двух месяцев, а суммарное содержание АК цианобактерий составлять до  
153 35% от общей органической биомассы водоема [1].

Из табл. 1 также следует, что цианобактерии содержат достоверно ( $p < 0.05$ ) больше валина, чем диатомовые микроводоросли. Важно отметить, что заметное различие в содержании валина было обнаружено как при сравнении диатомеи *Stephanodiscus* sp. и цианобактерии *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. из одного сибирского водоема [41], так и при сравнении диатомовых из малазийских водоемов [52] с цианобактерией *Spirulina* sp. из африканского озера Чад [32]. Вероятно, повышенное содержание валина у цианобактерий не связано с влиянием географических или сезонных факторов, а определяется их физиологическими особенностями. Несмотря на то, что валин давно открыт и много изучается, его физиологическая роль у гидробионтов, за исключением строительства белковых молекул и стимулирования роста, до сих пор окончательно не установлена.

Кроме этого, цианобактерии содержат достоверно ( $p < 0.05$ ) больше изолейцина и меньше гистидина, чем зеленые микроводоросли. В литературе приводятся сведения о функциях и ответственной роли, которую выполняет гистидин для нормального функционирования водных первичных консументов [2]. Поэтому недостаток гистидина в “цианобактериальной” пище также может быть причиной лимитирования роста животных гидробионтов. Изолейцин, как и валин, относится к особым аминокислотам, имеющим в химической структуре разветвленную боковую цепь с атомами углерода и кислорода. Возможно, уникальное строение изолейцина и объясняет ту ключевую роль, которую выполняет данная АК при утилизации пищи животными организмами.

Общепризнано, что для цианобактерий и микроводорослей характерно наличие в гидролизатах клеток относительно большого количества заменимых глутаминовой и аспарагиновой кислоты, доля каждой из которых часто превышает 10% от суммы всех АК, и малого количества тирозина. Как правило, относительно высокое содержание среди заменимых АК также приходится на аланин, глицин и аргинин, что и подтверждается данными из табл.2.

Из табл. 2 следует, что цианобактерии имеют повышенное содержание аспарагиновой кислоты и серина по сравнению с Chlorophyta. Обе аминокислоты выполняют важные регуляторные функции у гидробионтов и знания о них постоянно пополняются. Например, недавно было установлено, что генномодифицированный штамм цианобактерии *Synechocystis* sp., у которого на определенных участках серин был замещен на другие АК, обладал устойчивостью к повышенным температурам [21]. Среди всех заменимых АК, только по содержанию серина обнаружены различия между представителями зеленых и диатомовых микроводорослей (табл.2). Сравнение состава заменимых АК цианобактерий и диатомовых микроводорослей показало, что различий между ними нет.

В литературе имеются данные, свидетельствующие в пользу видоспецифичности состава АК микроводорослей внутри одной таксономической группы. Например, Кхатун с соавторами [42] выявили, что диатомовые микроводоросли рода *Amphora* содержали более высокое количество таких незаменимых АК, как аргинин, треонин, тирозин, лизин, фенилаланин и валин по сравнению с диатомеями рода *Navicula* и *Cymbella*. Относительно высокое содержание лизина и изолейцина среди Bacillariophyta обнаружено у *Chaetoceros calcitrans* (Paulsen) Takano 1968 [28]. По данным Брауна и Джеффри [14] *Micromonas pusilla* (Butcher) Manton & Parke, 1960 (Chlorophyta) содержала на 1/4 меньше аргинина, чем другие виды зеленых микроводорослей. Относительно высокое содержание треонина и фенилаланина среди Chlorophyta обнаружено у *Tetraselmis suecica* (Kylin) Butcher [28].

Следует отметить, что в настоящее время много внимания уделяется вопросу изучения зависимости состава АК лабораторных культур микроводорослей и цианобактерий от условий культивирования [53, 56, 64]. На примере *Chlorella* sp. было показано, что состав АК оставался стабильным при ее культивировании на естественном (outdoor) освещении и искусственном (indoor) освещении в биореакторе [64]. Однако при культивировании хлореллы в темноте (гетеротрофные условия) и на искусственном свете (автотрофные условия), были обнаружены



достоверные различия по всем АК, кроме аланина [56]. Также зависимость состава АК от условий культивирования была показана для цианобактерии *Spirulina platensis* (Nords.) Geilt. и зеленой микроводоросли *Scenedesmus quadricauda* (Turp) Breb. При их культивировании, кроме фотопериода и интенсивности света, на состав АК могут влиять и такие факторы как турбулентность, pH, соленость, температура, содержание биогенных элементов в среде. Известна зависимость состава АК цианобактерии *Anabena sp.* от источника азота [1].

В литературе имеются противоречивые сведения по зависимости состава АК культур диатомовых микроводорослей от условий выращивания. С одной стороны, в работе Брауна с соавторами [15], указывается на отсутствие очевидной связи состава АК от фотопериода и интенсивности света в лабораторных экспериментах с культурой диатомеи *Thalassiosira pseudonana* Hasle & Heimdal. С другой стороны, состав АК диатомей зависел от добавок азота в среду [22]. Более того, еще в классической работе Хески с соавторами [35] на примере шести видов диатомей было показано, что состав АК в клеточной стенке и внутри цитоплазмы может заметно варьировать в зависимости от условий среды.

#### СВОБОДНЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ МИКРОВОДОРΟΣЛЕЙ И ЦИАНОБАКТЕРИЙ

В природных условиях состав свободных АК микроводорослей может резко меняться в течение вегетационного периода. Например, было установлено значительное (до 20 раз) изменение внутриклеточной концентрации свободных АК у диатомовой микроводоросли *Rhizosolenia delicatula* Cleve в течение периода ее массового развития [49]. При этом наибольшее содержание АК приходилось на глутаминовую кислоту, глутамин, аланин, изолейцин и лизин, суммарное содержание которых превышало 65%. В периоды, когда развития *Rh. delicatula* не происходило, у доминирующих планктонных микроводорослей преобладали другие АК: серин, глицин, аргинин и аспарагиновая кислота.

Временная изменчивость состава свободных АК известна и для лабораторных культур микроводорослей и цианобактерий. Так, по данным А.И. Сакевич и П.Д. Клоченко [4], в начале экспоненциальной фазы роста цианобактерии *Microcystis aeruginosa* Kutz em. Elenk. и зеленой микроводоросли *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chodat в биомассе преобладали свободные глутаминовая и аспарагиновая кислоты, глицин, аланин, валин, пролин, серин, треонин и лейцин. По мере старения культур было отмечено снижение величины внутриклеточного фонда свободных аминокислот и следовые количества гистидина, аргинина, пролина и фенилаланина.

Состав свободных АК микроводорослей и цианобактерий обладает более выраженной изменчивостью и «быстрыми» ответами на воздействие внешних факторов, чем состав связанных АК. По данным Гранума с коллегами [27] внутриклеточное суммарное содержание свободных АК диатомеи *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve заметно (на 90%) уменьшалось в течение суток при уменьшении концентрации неорганического азота в среде, а наибольшее снижение наблюдалось для глутамина. По мнению Адмираала с соавторами [6] крупные по размерам диатомеи могут выступать в качестве индикаторов обеспеченности азотом в среде, так как при его недостатке содержат от 3 до 50 раз меньше АК, чем при обилии азота. Состав АК у диатомовых микроводорослей также зависит от фазы роста культуры [68] и световых условий [26]. Особенностью состава АК цианобактерий считаются различия у видов, формирующих гетероцисты, по сравнению с видами, не имеющими гетероцист [47].

Состав свободных АК различается для отдельных таксономических групп микроводорослей и цианобактерий. В экспериментах на чистых культурах было обнаружено, что цианобактерии по сравнению с *Chlorella sp.*, содержали более чем в пять раз больше изолейцина, в четыре раза больше валина и лейцина, в три раза больше фенилаланина, и наоборот, на два порядка меньше гистидина, в три раза меньше аргинина и более чем в два раза меньше лизина [59]. В целом, у цианобактерий и хлореллы не было различий только по

содержанию аланина и метионина. По предположению Соримачи [58], различия в составе внутриклеточных свободных АК цианобактерий и микроводорослей – это результат длительного эволюционного процесса прокариотических и эукариотических организмов.

## АМИНОКИСЛОТЫ ЗООПЛАНКТОНА

Сводные данные по составу незаменимых и заменимых АК зоопланктона представлены в таблице 3 и 4. Если сравнить средние показатели состава АК зоопланктона с таковыми для микроводорослей и цианобактерий (см. табл.1,2), то можно отметить следующее. *Во-первых, суммарное содержание ( $M \pm m$ ) незаменимых АК зоопланктона ( $39.7 \pm 0.80\%$ ) не отличается от такового для микроводорослей и цианобактерий, а наибольшее содержание также приходится на аспарагиновую и глутаминовую кислоту.* Во-вторых, по сравнению с цианобактериями зоопланктон содержит больше лизина, гистидина и пролина ( $p < 0.001$ ), но меньше лейцина и *серина* ( $p < 0.05$ ). В-третьих, зоопланктон отличается от зеленых микроводорослей более высоким относительным содержанием лизина и глутаминовой кислоты ( $p < 0.05$ ). В-четвертых, зоопланктон содержит больше гистидина ( $p < 0.001$ ) и меньше серина ( $p < 0.05$ ), чем диатомеи. Т.е. полного совпадения состава АК зоопланктона с цианобактериями или одной из таксономических групп микроводорослей не обнаружено. Более того, различия были как среди состава незаменимых, так и заменимых АК.

Считается, что внутривидовые и межвидовые различия в биохимических составах водных беспозвоночных животных менее выражены, чем таковые у автотрофных организмов [61], и состав АК зоопланктона не является исключением. Большинство авторов, проводивших исследования состава АК зоопланктона во второй половине XX века, описывали его как однообразный и неизменный при воздействии различных факторов среды [18,19]. В работе Гуисанде с коллегами [29] показано, что у самок копепод *Euterpina acutifrons* Dana, 1847 в течение года не было выявлено изменений в составе большинства незаменимых АК.

Однако в современных публикациях все чаще делается вывод о существовании внутривидовых и межвидовых различий в составе АК зоопланктона [54,67]. Некоторые исследователи полагают, что состав АК зоопланктона не только предопределен генетически, но и зависит от влияния условий внешней среды [31], репродуктивных, половых и онтогенетических факторов [16], а также от условий питания [30]. Например, зависимость состава АК от качества пищи была показана на примере рачков *Artemia sp.* [51], *Artemia parthenogenetica*, Bacigozzi 1974 и коловратки *Brachionus rotundiformis* Tschugunoff, 1921 [11]. Наибольшие различия состава АК веслоногих ракообразных на разных стадиях онтогенеза были отмечены у каланоидов - *Eurytemora velox* Lilljebord, 1853 и *Calanipeda aquae-dulcis* Kritsch, 1873, а также циклопидов - *Diacyclops bicuspidatus odessanus* Shmankevich, 1875 и *Acanthocyclops robustus* Sars, 1863 [16]. Взрослые особи имели повышенное содержание аланина, валина, глутаминовой кислоты, глицина, аргинина, пролина и тирозина, по сравнению с науплиями. У *Daphnia pulicaria* Forbes, 1893 изменение состава АК было связано с онтогенетическими изменениями, в отличие от веслоногого рачка *Diaptomus cyaneus* Gurney, 1909, чей состав АК в большей мере зависел от состояния репродукции [67]. Значительные сезонные изменения в составе заменимых АК показаны для *Parapenaeus longirostris* Lucas, 1846, при этом состав незаменимых АК менялся незначительно [55]. Выявленные с помощью дискриминантного анализа достоверные различия в составе АК внутри нескольких видов кладоцер, циклопов, каланоидов и коловраток из озер, расположенных на разной высоте над уровнем моря, позволили Гуисанде [31] рассматривать состав АК зоопланктона как индикатор трофической ниши и адаптации вида к абиотической среде.

Известно, что недостаток незаменимых АК в пище отрицательно влияет на рост и размножение растительного зоопланктона [29, 63]. Особое внимание исследователей направлено на изучение потребностей в АК, к недостатку которых зоопланктонные организмы особенно чувствительны, а именно, лизина, метионина, гистидина и аргинина [44]. В

аквакультуре концентрации этих АК в рационе рассматриваются как наиболее важные показатели питательной ценности диеты, так как они влияют на скорость питания, рост, состав тела и морфометрические параметры зоопланктона. Исходя из установленной потребности в одной АК (обычно лизина), можно определять потребности в других АК для зоопланктона согласно известным пропорциям незаменимых АК. При оценке качества пищи относительно какой-либо незаменимой АК следует учитывать не только содержание этой АК в пище, но и ее доступность для переваривания.

Таким образом, на основании знаний о потребностях зоопланктонного организма в содержании незаменимых аминокислот в пище, можно рассчитать количество пищи, необходимое для нормального развития, а также оценить качество микроводорослевых или цианобактериальных ресурсов.

#### СВОБОДНЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ ЗООПЛАНКТОНА

Состав свободных АК зоопланктона, также как микроводорослей и цианобактерий, характеризуется большей “подвижностью”, чем состав связанных АК. При этом у большинства видов зоопланктона, которые обитают в соленой воде, содержание свободных АК в теле организма выше, чем у пресноводных видов. Это связано с тем, что в соленой среде свободные АК необходимы водному организму для процессов осморегуляции [69, 28]. Например, пул свободных аминокислот морской *Parapenaeus longirostris* составлял от 12 до 25% от общего содержания аминокислот [55], а у пресноводных копепод от 2 до 5% [20]. Содержание свободных АК значительно увеличивалось у рачка *Artemia sp.*, при переходе на культивирование при высокой солености [36].

Состав свободных АК зоопланктона также зависит от времени года и стадии развития [37, 38], количества и качества пищи [36, 11]. Отмечено влияние сезонов на состав АК самок, яиц и науплий *Calanus finmarchicus* Gunner, 1765 [39]. Содержание АК, особенно

незаменимых, в самках, яйцах и науплиях было выше осенью, чем весной. Количество свободных АК в копеподах *Temora longicornis* Muller, 1785 на единицу белка изменилось почти в два раза в течение двух сезонов [38].

Между представителями отдельных таксономических группировок зоопланктона также установлены различия в составе свободных АК. Например, содержание свободных аминокислот было более высоким в коловратках *Brachionus rotundiformis*, чем в рачках *Artemia parthenogenetica*, причем у коловраток доминировал аланин [11].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного анализа позволяют сделать вывод о специфичности состава аминокислот зеленых и диатомовых микроводорослей, цианобактерий и зоопланктона. Укрепившиеся в прошлом веке в журналах экологического профиля представления о полном однообразии состава АК как продуцентов (микроводорослей и цианобактерий), так и первичных консументов (зоопланктон) следует признать ошибочными.

Необходимо отметить, что современные знания о составе АК микроводорослей, цианобактерий и зоопланктона сложились на основе изучения лабораторных культур (видов) или штаммов (видов), выделенных из природных экосистем, а также отдельных природных видов, доминирующих в составе планктона водной экосистемы. К сожалению, в литературе почти нет работ, посвященных сравнительному изучению динамики состава АК основных таксономических групп фитопланктона и зоопланктона в условиях континентального водоема, а также экспериментов по поиску механизмов, приводящих к неоднородности состава АК. По нашему мнению, такие мониторинговые исследования в сочетании с экспериментами в контролируемых условиях являются наиболее актуальными и без них невозможно разработать теорию о механизмах и особенностях формирования состава АК фитопланктона и зоопланктона.

353            Состав АК природных зеленых и диатомовых микроводорослей, цианобактерий и  
354    зоопланктона зависит от условий окружающей среды, в первую очередь, таких как  
355    вегетационный сезон, температура, содержание биогенных элементов, стадия жизненного  
356    цикла. При этом наибольшее влияние биотические и абиотические факторы оказывают на  
357    состав свободных АК, а не на связанные в белках АК.

358            Состав АК лабораторных культур микроводорослей и цианобактерий, а также  
359    лабораторных видов зоопланктона зависит от условий культивирования. Следовательно, за  
360    счет варьирования условий выращивания можно в промышленных масштабах получать  
361    культуры, штаммы или виды с заданными параметрами по составу АК. В этой связи,  
362    перспективным представляется направленный поиск высокопродуктивных штаммов, культур  
363    или видов с высоким содержанием отдельных незаменимых АК.

364            Состав АК, наряду с биогенными элементами (С, N, Р), стеринами и незаменимыми  
365    полиненасыщенными жирными кислотами, может играть ключевую роль в физиологии  
366    организмов планктона и представлять собой незаменимый или дефицитный элемент питания  
367    для животных, занимающих высшие уровни пищевой цепи водных экосистем.

368

369

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 370
- 371 1. Горюнова С.В., Ржанова Г.Н., Орлананский В.Н. Синезеленые водоросли. Москва:
- 372 Наука, 1969. 223 с.
- 373 2. Елякова Л.А., Светашова Т.Г., Лакизова И.Ю. Значение гистидина для активности  $\beta$ -1,3-
- 374 глюконазы IV из *Spisula Sachalinensis* // Биоорган. химия. 1977. Т. 3, № 3. С. 415-421.
- 375 3. Колмакова А.А., Гладышев М.И., Калачева Г.С. Различия аминокислотного состава
- 376 доминирующих видов фитопланктона в эвтрофном водохранилище // Докл. АН. 2007.
- 377 Т.415, №5. С.711-713.
- 378 4. Сакевич А.И., Клоченко П.Д. Свободные аминокислоты в экологическом метаболизме
- 379 водорослей // Гидробиологический журнал. 1996. Т. 32, № 5. С. 33-41.
- 380 5. Трубачев Н.И., Гительзон И.И., Калачева Г.С. и др. Биохимический состав некоторых
- 381 сине-зеленых водорослей и хлореллы // Прикладная биохимия и микробиология. 1976. Т.
- 382 12, № 2. С. 196-202.
- 383 6. *Admiraal W., Peletier H., Laame R.W.P.M.* Nitrogen metabolism of marine planktonic diatoms:
- 384 excretion, assimilation and cellular pools of free amino acid in seven species with different cell
- 385 size // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1986. V. 98, № 3. P. 241-263.
- 386 7. *Ahlgren G., Gustafsson I.-B., Boberg M.* Fatty acid content and chemical composition of
- 387 freshwater microalgae // J. Phycol. 1992. V. 28, № 1. P. 37-50.
- 388 8. *Ahlgren G., Hyenstrand P.* Nitrogen limitation effects of different nitrogen sources on
- 389 nutritional quality of two freshwater organisms, *Scenedesmus quadricauda* (Chlorophyceae)
- 390 and *Synechococcus* sp. (Cyanophyceae) // J. Phycol. 2003. V. 39. P. 906–917.
- 391 9. *Akgul R., Kizilkaya B., Akgul F., Erdugan H.* Amino acid composition and crude protein values
- 392 of some Cyanobacteria from Canakkale (Turkey) // Pak. J. Pharm. Sci. 2015. V. 28, № 5. P.
- 393 1757-1761.



- 394 10. *Anderson T.R., Boersma M., Raubenheimer D.* Stoichiometry: linking elements to biochemicals  
395 // Ecology. 2004. V. 85. P. 1193-1202.
- 396 11. *Aragao C., Conceicao L.E.C., Dinis M.T., Fuhn H.-J.* Amino acid pool of rotifers and *Artemia*  
397 under different conditions: nutritional implications for fish larvae // Aquaculture. 2004. V. 234,  
398 № 1-4. P. 429-445.
- 399 12. *Becker E. W.* Micro-algae as a source of protein // Biotechnol. Adv. 2007. Vol. 25. P. 207-210.
- 400 13. *Birge E.A., Juday C.* The organic content of lake water // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1926. V.  
401 12, № 8. P. 515-519.
- 402 14. *Brown M.R., Jeffrey S.W.* Biochemical composition of microalgae from the green algal classes  
403 Chlorophyceae and Prasinophyceae. 1. Amino acids, sugars and pigments // J. Exp. Mar. Biol.  
404 Ecol. 1992. V. 161, № 1. P. 91-113.
- 405 15. *Brown M. R., Dunstan G.A., Norwood S.J., Miller K.A.* Effect of harvest stage and light on the  
406 biochemical composition of the diatom *Thalassiosira pseudonana* // J. Phycol. 1996. V. 32, №  
407 1. P. 64-73.
- 408 16. *Brucet S., Boix D., Lopez-Flores R. et al.* Ontogenetic changes of amino acid composition in  
409 planktonic crustacean species // Mar. Biol. 2005. V. 48, № 1. P. 131-139.
- 410 17. *Consden R., Gordon A.H., Martin A.J.P.* Qualitative analysis of proteins: a partition  
411 chromatographic method using paper // Biochem. J. 1944. V. 38, № 3. P. 224-232.
- 412 18. *Cowey C.B., Corner E.D.S.* On the nutrition and metabolism of zooplankton II. The relationship  
413 between the marine copepod *Calanus helgolandicus* and particulate material in Plymouth sea  
414 water, in terms of amino acid composition // J. Mar. Biol. Ass. UK. 1963. V. 43. P. 495-511.
- 415 19. *Cowgill U. M., Emmel H.W., Hopkins D.L. et al.* Variation in chemical composition,  
416 reproductive success and body weight of *Daphnia magna* in relation to diet // Int. Rev. Ges.  
417 Hydr. Hydrogr. 1986. V. 71, № 1. P. 79-99.

- 418 20. *Dabrowski K., Rusiecki M.* Content of total free amino acids in zooplanktonic food of fish  
419 larvae // *Aquaculture*. 1983. V. 30, № 1-4. P. 31-42.
- 420 21. *Dinamarca J., Shlyk-Kerner O., Kaftan D. et al.* Double mutation in photosystem II reaction  
421 centers and elevated CO<sub>2</sub> grant thermotolerance to mesophilic Cyanobacterium // *PLoS One*.  
422 2011. V. 6, № 12. P. 1-13.
- 423 22. *Dortch Q.* Effect of growth conditions on accumulation of internal nitrate, ammonium, amino  
424 acids and protein in three marine diatoms // *J. Exp. Mar. boil. Ecol.* 1982. V. 61, № 3. P. 243-  
425 264.
- 426 23. *Dubovskaya O.P., Klimova E.P., Kolmakov V.I. et al.* Seasonal dynamic of phototrophic  
427 epibionts on crustacean zooplankton in a eutrophic reservoir with cyanobacterial bloom //  
428 *Aquatic Ecol.* 2005. V. 39, № 2. P. 167-180.
- 429 24. *Fowden L.* Amino-acids of certain algae // *Nature*. 1951. V.167. P.1030-1031.
- 430 25. *Fowden L. A.* A comparison of the compositions of some algal proteins // *Ann. Botany*. 1954.  
431 V. 18, № 71. P. 257-266.
- 432 26. *Flynn K.J., Al-Amoudi O.A.* Effects of N deprivation and darkness on composition of free  
433 amino acid release from diatom *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*  
434 1988. V. 119, № 2. P. 131-143.
- 435 27. *Granum E., Kirkvold S., Mykkestad S.M.* Cellular and extracellular production of carbohydrates  
436 and amino acids by the marine diatom *Skeletonema costatum*: diel variations and effects of N  
437 depletion // *Mar. Ecol. Progress Ser.* 2002. V. 242. P. 83-84.
- 438 28. *Guisande C., Maneiro I., Riveiro I.* Homeostasis in the essential amino acid composition of the  
439 marine copepod *Euterpina acutifrons* // *Limnol. Oceanogr.* 1999. V. 44, № 3. P. 691-696.
- 440 29. *Guisande C., Riveiro I., Maneiro I.* Comparison among the amino acid composition of females,  
441 eggs and food to determine the relative importance of food quantity and food quality to  
442 copepod reproduction // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000. V. 202, № 1-4. P. 135-142.

- 443 30. *Guisande C., Bartumeus F., Ventura M., Catalan J.* Role of food partitioning in structuring the  
444 zooplankton community in mountain lakes // *Oecologia*. 2003. V. 136, № 4. P. 627-634.
- 445 31. *Guisande C.* Biochemical fingerprints in zooplankton // *Limnetica*. 2006. V. 25, № 1-2. P. 369-  
446 376.
- 447 32. *Halawlaw Y.I.* Spirulina microalgae: A food for future // *Pinnacle Biotech*. 2014. V. 1 (2). P.  
448 249-255.
- 449 33. *Hanson J.A., Dietz T.H.* The role of free amino acids in cellular osmoregulation in the  
450 freshwater bivalve *Ligumia subrostrata* (Say) // *Canadian J. Zool.* 1976. V. 54, № 11. P. 1927-  
451 1931.
- 452 34. *Hanamachi Y., Hama T., Yanai T.* Decomposition process of organic matter derived from  
453 freshwater phytoplankton // *Limnology*. 2008. V. 9. P. 57-69.
- 454 35. *Hecky R.E., Mopper K., Kilham P., E.T. Degens.* The amino acid and sugar composition of  
455 diatom cell walls // *Marine Biology*. 1973. V. 19. P. 323 - 331.
- 456 36. *Helland S., Triantaphyllidis G., Fuhn H. et al.* Modulation of the free pool and protein content  
457 in populations of the brine shrimp *Artemia* spp // *Mar. Biol.* 2000. V. 137, № 5. P. 1005-1016.
- 458 37. *Helland S., Nejstgaard J.C., Humlen R. et al.* Effects of season and material food on *Calanus*  
459 *finmarchicus* reproduction, with emphasis on the free amino acids // *Mar. Biol.* 2003a. V. 142,  
460 № 6. P. 1141-1151.
- 461 38. *Helland S., Terjesen B., Berg L.* Free amino acid and protein content in the planktonic copepod  
462 *Temora longicornis* compared to *Artemia franciscana* // *Aquaculture*. 2003b. V. 215, № 1-4. P.  
463 213-228.
- 464 39. *Helland S., Nejstgaard J.C., Humlen R. et al.* Effects of starvation, season, and diet on the free  
465 amino acid and protein content of *Calanus finmarchicus* females // *Mar. Biol.* 2003c. V. 143, №  
466 2. P. 297-306.

- 467 40. *Hempel N., Petrick I., Behrendt F.* Biomass productivity and productivity of fatty acids and  
 468 amino acids of microalgae strains as key characteristics of suitability for biodiesel production //  
 469 J. Appl. Phycology. 2012. V. 24, № 6. P. 1407-1418.
- 470 41. *Kalachova G.S., Kolmakova A.A., Gladyshev M.I. et al.* Seasonal dynamics of amino acids in  
 471 two small Siberian reservoirs dominated by prokaryotic and eukaryotic phytoplankton // Aquat.  
 472 Ecol. 2004. V. 38. P. 3-15.
- 473 42. *Khatoon H., Banerjee S., Yusoff F.M., Shariff M.* Evaluation of indigenous marine periphytic  
 474 *Amphora*, *Navicula* and *Cymbella* grown on substrate as feed supplement in *Penaeus monodon*  
 475 postlarval hatchery system // Aquaculture Nutr. 2009. V. 15. P. 186-193.
- 476 43. *Kibria G., Nugegoda D., Fairclough R. et al.* Utilization of wastewater-grown zooplankton:  
 477 Nutritional quality of zooplankton and performance of silver perch *Bidyanus bidyanus*  
 478 (Mitchell 1838) (Teraponidae) fed on wastewater-grown zooplankton // Aquaculture Nutr.  
 479 1999. V. 5, № 4. P. 221-227.
- 480 44. *Kleppel G.S., Burkart C.A., Houchin L.* Nutrition and the regulation of egg production in the  
 481 calanoid copepod *Acartia tonsa* // Limnol. oceanogr. 1998. V. 43, №5. P. 1000 - 1007.
- 482 45. *Koch U., Martin-Creuzburg D., Grossart H.-P., Straile D.* Single dietary amino acids control  
 483 resting egg production and affect population growth of a key freshwater herbivore // Oecologia.  
 484 2011. V. 167. P. 981-989.
- 485 46. *Kolmakova A.A., Gladyshev M.I., Kalachova G.S. et al.* Amino acid composition of epilithic  
 486 biofilm and benthic animals in a large Siberian river // Freshwater Biol. 2013. V. 58, № 10. P.  
 487 2180-2195.
- 488 47. *Laloraya V.K., Mitra A.K.* Free amino acid composition of some nitrogen fixing blue-green algae  
 489 in heterocystous and non-heterocystous condition // Experientia. 1970. V. 26, № 1. P. 39-40.
- 490 48. *Li P., Mai K., Trushenski J., Wu G.* New developments in fish amino acid nutrition: towards  
 491 functional and environmentally oriented aquafeeds // Amino acids. 2009. V. 37. P. 43-53.

- 492 49. *Martin-Jezequel V., Sournia A., Birrien J.-L.* A daily study of the diatom spring bloom at  
 493 Roscoff (France) in 1985. III. Free amino acids composition studied by HPLC analysis // J.  
 494 Plankton Res. 1992. V. 14, № 3. P. 409-421.
- 495 50. *Misurcova L., Bunka F., Ambrozova J.V. et al.* Amino acid composition of algal products and  
 496 its contribution to RDI // Food Chem. 2014. V. 151. P. 120-125.
- 497 51. *Mitra G. Mukhopadhyay P.K., Ayyappan S.* Biochemical composition of zooplankton  
 498 community grown in freshwater earthen ponds: Nutritional implication in nursery rearing of  
 499 fish larvae and early juveniles // Aquaculture. 2007. V. 272, № 1-4. P. 346 - 360.
- 500 52. *Natrah F.M., Yusoff F.M., Shariff M. et al.* Screening of Malaysian indigenous microalgae for  
 501 antioxidant properties and nutritional value // J. Appl. Phycol. 2007. V.19, № 6. P. 711-718.
- 502 53. *Ogbonda K.H., Aminigo R.E., Abu G.O.* Influence of temperature and pH on biomass  
 503 production and protein biosynthesis in a putative *Spirulina* sp. // Bioresour. Technol. 2007. V.  
 504 98, № 11. P.2207-2211.
- 505 54. *Ovie S.I., Ovie S.O.* Moisture, protein, and amino acid contents of three freshwater zooplankton  
 506 used as feed for aquacultured larvae and postlarvae // Isr. J. Aquaculture. 2006. V. 58, № 1. P.  
 507 29-33.
- 508 55. *Rosa R., Nunes M.L.* Seasonal patterns of nucleic acid concentrations and amino acid profiles of  
 509 *Parapenaeus longirostris* (Crustacea, Decapoda): relation to growth and nutritional condition //  
 510 Hydrobiologia. 2005. V. 537. P. 207 - 216.
- 511 56. *Samek D., Misurcova L., Machu L. et al.* Influencing of amino acid composition of green  
 512 freshwater algae and cyanobacterium by methods of cultivation // Turk. J. Biochem. 2013. V.  
 513 38, № 4. P.360-368.
- 514 57. *Shim Y.-S., Yoon W.-J., Ha J. et al.* Method validation of 16 types of structural amino acids  
 515 using an automated amino acid analyzer // Food Sci. Biotechnol. 2013. V. 22, № 6. P.1567-  
 516 1571.

- 517 58. *Sorimachi K.* Evolutionary changes reflected by the cellular amino acid composition // *Amino*  
518 *Acids.* 1999. V. 17. P. 207 - 226.
- 519 59. *Sorimachi K.* The classification of various organisms according to the free amino acid  
520 composition change as the result of biological evolution // *Amino acids.* 2002. V. 22. P. 55-69.
- 521 60. *Spackman D.H., Stein W.H., Moore S.* Automatic Recording Apparatus for Use in  
522 Chromatography of Amino Acids // *Anal. Chem.* 1958, V. 30, № 7. P. 1190-1206.
- 523 61. *Sterner R.W., Hessen D.O.* Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores //  
524 *Ann. Rev. Ecol. System.* 1994. V. 25. P. 1-29.
- 525 62. *Tibbetts S. M., Milley J. E., Lall S. P.* Chemical composition and nutritional properties of  
526 freshwater and marine microalgal biomass cultured in photobioreactors. // *J Appl Phycol.* 2015.  
527 V. 27. P. 1109–1119.
- 528 63. *Wacker A., Martin-Creuzburg D.* Biochemical nutrient requirements of the rotifer *Brachionus*  
529 *calyciflorus*: co-limitation by sterols and amino acids // *Functional Ecology.* 2012. V. 26, № 5.  
530 P. 1135-1143.
- 531 64. *Wang S.-K., Hu Y.-R., Wang F. et al.* Scale-up cultivation of *Chlorella ellipsoidea* from indoor  
532 to outdoor in bubble column bioreactors // *Bioresource Techn.* 2014. V. 156. P. 117-122.
- 533 65. *Williams A. E., Burris R. H.* Nitrogen Fixation by Blue-Green Algae and Their Nitrogenous  
534 Composition // *Am. J. Bot.* 1952. V. 39, №. 5. P. 340-342.
- 535 66. *Wu G.* Functional amino acids in nutrition and health // *Amino Acids.* 2013. V. 45. P. 407-411.
- 536 67. *Ventura M., Catalan J.* Variability in amino acid composition of alpine crustacean zooplankton  
537 and its relationship with nitrogen-15 fractionation // *J. Plankton Res.* 2010. V. 32, № 11. P.  
538 1583-1597.
- 539 68. *Vidoudez C., Pohnert G.* Comparative metabolomics of the diatom *Skeletonema marinoi* in  
540 different growth phases // *Metabolomics.* 2012. V. 8, № 4. P. 654-669.

- 541 69. *Yancey P.H. Clark M.E., Hand S.C. et al.* Living with water stress: evolution of osmolyte  
542 systems // *Science*. 1982. V. 217. P. 1214 – 1222.

543

544

545 07.11.2016



*Колмакова А.А.*

546



*Колмаков В.И.*

548

549

550

**AMINO ACIDS COMPOSITION OF GREEN MICROALGAE AND DIATOMS,  
CYANOBACTERIA AND ZOOPLANKTON (REVIEW)**

**A. A. Kolmakova<sup>1</sup>, V. I. Kolmakov<sup>1,2</sup>**

*<sup>1</sup>Institute of Biophysics Siberian Branch of RAS*

*50/50 Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036, Russia*

[angelika\\_inbox.ru](mailto:angelika_inbox.ru)

*<sup>2</sup>Siberian Federal University*

*79 Svobodny Av, Krasnoyarsk, 660041, Russia*

[vkolmakov@sfu-kras.ru](mailto:vkolmakov@sfu-kras.ru)

We reviewed foreign and domestic literature devoted to the study of amino acid composition of aquatic organisms, representing major groups of producers (green microalgae and diatoms, cyanobacteria) and primary consumers (zooplankton). Based on published data we estimated the composition of essential and nonessential amino acids of microalgae, cyanobacteria, zooplankton, and are determined their differences. It is concluded that the amino acid composition of major groups of plankton is heterogenous. The role of amino acids as a limiting factor for the development of herbivorous zooplankton is discussed. We demonstrated the prospects and the need for further study of amino acid composition in order to develop a complete theory of the functioning of aquatic ecosystems.

**Keywords:** amino acids, microalgae, Cyanobacteria, zooplankton, aquatic ecosystem



Таблица 1. Сравнительный состав незаменимых аминокислот микроводорослей и цианобактерий (% от суммы АК)

Таксономическое название	Условия	Вал	Иле	Лей	Фен	Лиз	Мет	Тре	Гис	Источники данных
<i>Chlorophyta</i>	Культура*	5.5	3.4	8.8	4.6	6.5	2.2	4.8	2.1	[5]
	Культура	5.4	4.5	7.5	4.2	• 6.8 •	-	• 5.0 •	• 2.5	[28]
	Культура	6.0	4.3	8.8	5.7	7.8	2.3	5.1	2.2	[8]
	Культура*	5.8	4.3	8.8	6.1	6.5	2.5	5.5	2.0	[7]
	Культура	5.3	3.8	7.8	4.7	5.2	2.2	4.0	1.8	[62]
<i>M±m</i>		5.6±0.1	4.1±0.2	8.3±0.3	5.1±0.4	6.6±0.4		2.3±0.1	4.9±0.3	2.1±0.1
<i>Cyanobacteria</i>	Природная <sup>1</sup>	6.2	5.8	9.5	3.6	1.9	0.2	7.1	1.4	[34]
	Природная*	6.5	5.8	8.8	4.6	5.6	2.2	5.5	1.7	[7]
	Культура	6.2	5.2	10.0	5.8	5.1	1.6	5.2	1.7	[8]
	Культура*	6.0	4.6	8.9	4.3	5.2	1.7	5.5	1.6	[5]
	Культура*	6.6	6.0	9.3	5.0	5.0	2.3	5.4	1.5	[7]
<i>M±m</i>		6.8±0.5	5.1±0.4	10.1±0.8	4.0±0.7	4.1±0.7		1.4±0.4	5.5±0.4	1.4±0.2
<i>Bacillariophyta</i>	Природная <sup>1</sup>	3.9	5.1	8.8	5.1	5.1	1.4	5.3	1.2	[34]
	Природная <sup>2</sup>	5.0	5.1	8.8	3.9	5.3	0.6	6.8	0.9	
	Природная <sup>3</sup>	6.9	3.8	6.9	3.1	11.5	0.8	7.6	0.8	[41]
	Культура	6.2	6.6	9.3	6.7	7.2	-	5.6	2.5	[28]
	Культура	4.0	4.5	2.6	6.3	8.0	5.0	6.5	-	[42]
	Культура	4.8	4.4	6.7	4.6	6.1	3.3	4.6	1.0	[62]

<i>Культура*</i>		<i>5.0</i>	<i>4.9</i>	<i>7.9</i>	<i>6.2</i>	<i>6.7</i>	<i>2.3</i>	<i>4.7</i>	<i>2.3</i>	<i>[14]</i>
<i>M±m</i>		<i>5.2±0.4</i>	<i>4.8±0.3</i>	<i>7.8±0.9</i>	<i>5.2±0.5</i>	<i>7.1±0.7</i>	<i>2.2±0.6</i>	<i>5.8±0.4</i>	<i>1.5±0.2</i>	

\* - Даны усредненные значения, <sup>1</sup> - оз. Касумигаура, <sup>2</sup> - пруд Бугач, <sup>3</sup> - пруд Лесной

Таблица 2. Сравнительный состав заменимых аминокислот микроводорослей и цианобактерий (% от суммы АК)

Таксономическое название	Условия	Асп	Сер	Глу	Про	Гли	Ала	Тир	Источник данных	
<i>Chlorophyta</i>	Культура*	9.3	4.8	13.4	6.1	6.4	8.0	3.3	[5]	
	Культура	7.9	4.9	12.7	13.9	5.6	7.0	5.2	[28]	
	Культура	10.3	4.7	12.3	4.9	5.9	7.7	5.7	[8]	
	Культура*	9.9	5.0	12.5	5.3	5.7	7.6	4.3	[7]	
	Культура	7.8	3.3	9.7	4.2	5.2	7.2	-	[62]	
<i>M±m</i>		4.5±0.2		12.1±0.4		6.9±1.3		5.8±0.1		4.6±0.4
		9.0±0.4						7.5±0.1		
<i>Cyanobacteria</i>	Природная <sub>1</sub>	10.6	7.1	14.2	-	10.1	13.6	2.6	[34]	
	Природная*	11.9	5.7	13.3	3.6	4.6	7.1	4.7	[7]	
	Культура	9.9	4.9	12.2	3.9	4.7	8.0	4.8	[8]	
	Культура*	10.1	5.0	14.6	5.1	5.2	8.4	4.6	[5]	
	Культура*	10.6	5.5	13.7	3.8	4.7	7.6	5.0	[7]	
<i>M±m</i>		11.2±0.5		6.0±0.4		15.1±1.0		3.8±0.2		3.7±0.6
						6.1±0.7		9.0±0.7		
<i>Bacillariophyta</i>	Природная <sub>1</sub>	11.2	7.4	13.5	-	11.3	12.4	2.5	[34] [41]	
	Природная <sub>2</sub>	11.1	6.8	17.7	1.2	6.8	8.6	3.3		
	Природная <sub>3</sub>	11.5	6.9	16.8	3.8	6.9	8.4	2.3	[41]	
	Культура	10.8	6.7	12.6	4.8	6.6	6.3	3.1	[28]	
	Культура	7.3	4.3	9.8	5.2	4.3	12.5	7.1	[42]	
	Культура	11.0	4.6	17.9	6.7	5.2	6.9	3.2	[62]	
	Культура*	10.9	5.6	11.9	4.3	5.8	6.0	4.3	[14]	

<i>Культура</i>	<i>10.4</i>	<i>4.6</i>	<i>12.7</i>	<i>3.3</i>	<i>5.5</i>	<i>7.3</i>	<i>3.7</i>	<i>[12]</i>
<i>M±m</i>	<i>10.5±0.3</i>	<i>5.9±0.4</i>	<i>14.1±0.9</i>	<i>4.2±0.4</i>		<i>6.6±0.5</i>	<i>8.6±0.7</i>	<i>3.7±0.4</i>

\* - Даны усредненные значения, <sup>1</sup> -оз. Касумигаура, <sup>2</sup> - пруд Бугач, <sup>3</sup> - пруд Лесной

Таблица 3. Сравнительный состав незаменимых аминокислот зоопланктона (% от суммы АК)

Вид	Услов ия	Вал	Иле	Лей	Фен	Лиз	Мет	Тре	Гис	Источн ик данны х
<i>Daphnia carinata</i>	П	6.3	5.0	10.1	4.9	6.5	2.8	5.5	3.2	[43]
<i>Moina australiensis</i>	П	6.8	5.1	9.5	5.1	6.4	2.2	5.3	2.6	[43]
<i>Euterpina acutifrons</i>	П	5.4	4.9	7.0	3.3	7.5	-	4.9	2.5	[29]
<i>Eurytemora velox</i>	П	5.8	4.6	6.1	4.2	7.4	-	5.9	2.6	[16]
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	П	5.4	4.9	7.0	4.1	8.5	-	5.2	2.5	[16]
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	П	5.2	4.7	6.8	3.9	8.8	-	5.1	2.4	[16]
<i>Acanthocyclops robustus</i>	П	5.3	4.9	6.9	3.8	8.3	-	4.9	2.5	[16]
<i>Daphnia pulicaria</i>	П	5.4	4.4	6.9	4.4	8.2	-	6.2	2.1	[16]
<i>Daphnia magna</i>	П	5.3	4.5	7.1	4.3	9.3	-	5.8	2.1	[16]
<i>Moina micrura</i>	Л	4.8	4.5	8.6	4.1	11.6	1.2	3.2	5.5	[54]
<i>Diaphanosoma excisum</i>	Л	6.6	2.9	8.6	4.0	10.6	2.6	4.1	2.8	[54]
<i>Brachionus calyciflorus</i>	Л	5.4	4.9	10.1	5.9	9.7	1.1	4.4	2.1	[54]
Смешанный зоопланктон	П	4.9	4.3	7.8	4.0	14.6	2.1	4.0	2.1	[51]
<i>Cyclops abyssorum</i>	П	6.0	4.3	7.3	4.3	6.7	1.7	4.9	2.1	[67]
<i>Diaptomus cyaneus</i>	П	5.8	4.1	7.4	3.8	7.4	1.9	4.8	2.1	[67]

<i>Daphnia pulicaria</i>	П	6.3	4.9	8.3	5.0	6.1	2.0	6.3	2.2	[67]
$M \pm m$		$5.7 \pm 0.2$	$4.6 \pm 0.1$	$7.8 \pm 0.3$	$4.3 \pm 0.2$	$8.6 \pm 0.6$	$2.0 \pm 0.2$	$5.0 \pm 0.2$	$2.6 \pm 0.2$	

П- природный зоопланктон, Л- лабораторная культура

Таблица 4. Сравнительный состав заменимых аминокислот водных зоопланктона (% от суммы АК)

Вид	Условия	Асп	Сер	Глу	Про	Гли	Ала	Цис	Тир	Источник данных
<i>Daphnia carinata</i>	П	9.1	5.5	12.4	4.3	4.8	6.3	1.4	4.2	[43]
<i>Moina australiensis</i>	П	9.8	5.0	12.6	4.5	5.0	7.2	1.2	4.6	[43]
<i>Euterpina acutifrons</i>	П	8.8	4.9	13.9	6.0	6.5	7.9	-	6.9	[29]
<i>Eurytemora velox</i>	П	11.4	5.6	14.4	7.2	6.9	9.7	-	2.9	[16]
<i>Calanipeda aquae-dulcis</i>	П	10.9	4.7	15.4	5.2	6.4	8.4	-	4.0	[16]
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	П	10.8	4.4	15.7	5.9	6.8	9.3	-	2.5	[16]
<i>Acanthocyclops robustus</i>	П	10.7	4.3	16.1	5.8	6.6	9.6	-	2.9	[16]
<i>Daphnia pulicaria</i>	П	11.3	6.2	13.8	6.4	6.6	8.2	-	3.2	[16]
<i>Daphnia magna</i>	П	11.6	5.8	14.6	5.9	6.2	7.9	-	2.7	[16]
<i>Moina micrura</i>	Л	10.6	3.7	16.6	3.4	4.2	2.7	3.1	3.2	[54]
<i>Diaphanosoma excisum</i>	Л	10.9	2.8	14.5	6.9	8.3	4.7	1.3	3.4	[54]
<i>Brachionus calyciflorus</i>	Л	11.8	3.9	13.7	6.8	3.8	4.5	1.7	3.2	[54]
Смешанный зоопланктон	П	8.4	4.0	14.2	-	7.0	8.1	-	5.8	[51]
<i>Cyclops abyssorum</i>	П	9.3	4.5	13.4	5.5	6.1	8.2	1.4	7.6	[67]
<i>Diaptomus cyaneus</i>	П	9.0	4.5	13.1	5.8	5.6	9.1	1.4	8.2	[67]
<i>Daphnia pulicaria</i>	П	10.4	5.7	13.4	5.3	5.3	6.4	1.0	4.8	[67]
<i>M± m</i>		10.3±0.2	4.7±0.2	14.2±0.2	5.7±0.2	6.0±0.2	7.4±0.4	1.6±0.2	4.4±0.4	

П- природный зоопланктон, Л- лабораторная культура